L'ULTRASTRUCTURE DES ASQUES DU GENRE *DACTYLOSPORA* (DISCOMYCETES) ET SON INTERET TAXONOMIQUE

par A. BELLEMERE* et J. HAFELLNER**

RÉSUMÉ. — Les asques de plusieurs espèces du genre *Dactylospora* Koerber em. Hafellner *(D. parasitica, D. stygia, D. epimyces, D. saxatilis)* sont étudiés en microscopie électronique à transmission. L'épaississement apical de la paroi est formé par sa couche interne (couche d). La couche moyenne (couche c) est pluristratifiée. La cape apicale, fortement Patag$^+$, est formée par le gélin externe. La déhiscence de l'asque est très spécialisée. Après résorption de la partie axiale de l'épaississement apical, la cape s'allonge, sa partie axiale se modifie, les ascospores s'y insinuent avant d'être libérées au sommet de l'hyménium. La persistance d'une certaine rigidité des asques vidés prolonge la cohésion de l'hyménium. Par ses asques unituniqués dont la structure et le mode de déhiscence diffèrent de ceux des Discomycètes Inoperculés et des Lécanorales classiques, le genre *Dactylospora* pose un problème systématique. Les caractères structuraux et fonctionnels des asques ainsi que l'ornementation d'origine périsporiale des ascospores en font un genre relativement évolué. La famille nouvelle des Dactylosporaceae Haf. et Bellem. est décrite.

SUMMARY. — Asci of several species of the genus *Dactylospora* Koerber em. Hafellner *(D. parasitica, D. stygia, D. epimyces, D. saxatilis)* have been studied with the electron microscope by transmission. The apical thickening of the wall is built by the internal layer (d layer). The mid layer (c layer) is multilayered. The apical cap, strongly Patag$^+$, is a development of the external gelin. Ascus dehiscence is of a specialized type. After the resorption of the axial part of the apical thickening, the cape lengthens; its axial part gets transformed and ascospores go their way through it before they are released at the hymenium top. Empty asci remain for some time in the hymenium and are therefore important for the persistant cohesion of the hymenium. Systematic problems arise concerning the genus *Dactylospora*. The unitunicate asci have an atypical structure and dehiscence; they differ of those of the Inoperculate Discomycetes or the Lecanorales. The structural and functional characteristics of the asci, as well as the perisporial nature of the ornaments of the ascospore wall, are probably of an evoluted significance. The family Dactylosporaceae Haf. et Bellem. is described as new.

* Laboratoire de Mycologie, École Normale Supérieure de Saint-Cloud, Grille d'Honneur Parc de Saint-Cloud, F92211, Saint-Cloud, France.

** Institut für Botanik der Karl-Franzens Universität, Holteigasse 6, A-8010, Graz, Austria.

CRYPTOGAMIE, MYCOLOGIE *(Cryptog., Mycol.)* TOME 3 (1982).

ZUSAMMENFASSUNG. — Die Asci mehrerer Arten der Gattung *Dactylospora* Koerber emend. Haf. *(D. parasitica, D. stygia, D. epimyces, D. saxatilis)* werden im Transmissionselektronenmikroskop untersucht. Die apikale Wandverdickung des Ascus wird durch die innere Schicht (Schicht d) gebildet. Die mittlere Schicht (Schicht c) ist mehrschichtig. Die apikale Kappe (stark Patag $^{+}$) wird von externer Gallerte gebildet. Die Offnungsweise des Ascus ist sehr spezialisiert. Nach der Resorption des axial gelegenen Teils der apikalen Verdickung der Schicht d und dem Aufreissen der äusseren Wandschichten verlängert sich die externe Kappe, im axialen Bereich ändert sich ihre Konsistenz, die Ascosporen gleiten hindurch und werden erst auf der Hymeniumoberfläche freigesetzt. Entleerte Asci verbleiben noch einige Zeit im Hymenialen Verband und tragen so zu dessem Zusammenhalt bei.

Wegen seiner unitunikaten Asci, deren Struktur und Offnungsweise sich von anderen Discomyceten und lecanoralen Flechtenpilzen unterscheidet, wirft die Gattung *Dactylospora* auch systematische Probleme auf. Die strukturellen und funktionellen Merkmale der Asci sowie die Wandskulpturen der Ascosporen, die perisporialen Ursprungs sind, lassen uns an eine relativ abgeleitete Gattung denken.

Die Familie Dactylosporaceae Hafellner et Bellemère wird beschrieben.

INTRODUCTION

Dans une étude monographique récente du genre *Karschia* Koerber, HAFELLNER (1979) a montré que l'espèce type a des asques bituniqués. Il en a exclu les espèces dont les asques sont d'un autre type et il a placé dans le genre *Dactylospora* Koerber emend. Hafellner des espèces non lichénisantes, parfois développées sur Lichens ou sur Champignons, dont les asques, inclus dans une gelée hyméniale colorée en bleu par l'iode (iode +), sont pourvus d'une impor-

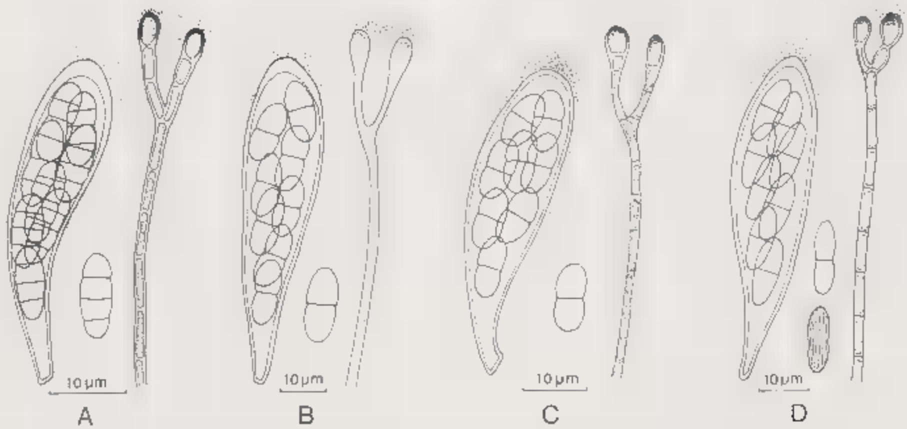


Fig. 1. — Asques, ascospores et paraphyses dans le genre *Dactylospora* (d'après HAFELLNER, 1979). A : *D. parasitica.* B : *D. epimyces.* C : *D. saxatilis.* D : *D. stygia.*

Fig. 1. — Asci, Ascosporen und Paraphysen in der Gattung *Dactylospora* (nach HAFELLNER, 1979). A : *D. parasitica.* B : *D. epimyces.* C : *D. saxatilis.* D : *D. stygia.*

tante cape gélatineuse, également iode +, rappelant celle des Lécanorales, et dont la paroi et l'épaississement apical sont iode (Fig. 1).

Ce travail rend compte de l'examen en microscopie électronique par transmission des asques de plusieurs espèces du genre *Dactylospora*.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'origine des échantillons est la suivante :

Dactylospora parasitica (Floerke ex Sprengel) Zopf : auf *Pertusaria*, Italien, Nördl. Apennin, Provinz Pistoia : Abetone, Tannenwald am S-E Rand des Ortes, ca 1350 m; 27. Okt. 1978; leg. H. Mayrhofer, det. H. (herb. Mayrhofer n° 100).

D. stygia (Berk. et Curt.) Hafellner : on rotten wood. Along cane river and slope of Good Hope Mountain, near Kingston, St-Andrew Parish. January 12, 1971, leg. R.P. Korf et al.; MJ 405; det. H. (NY).

D. epimyces (Tobisch) Hafellner : on *Pinus*. Paradise Bay. Lake Tamagami, Aug. 7, 1936; col. H.S. Jackson; det. H. (TRTC 10016).

D. saxatilis (Schaerer) Hafellner : auf *Pertusaria*. Ostalpen, Wölzer Tauern, Steiermark : Plannergebiet S von Irdning, Gipfel des Schreinl, ca 2150 m. Karbonathaltige Schiefer. 28 Juli 1978, leg. H. (herb. Hafellner n° 2282).

Après environ douze heures de réhydratation les échantillons sont fixés selon les techniques classiques de la microscopie par transmission (cf. BELLEMERE, 1977) inclus selon SPURR (1969) puis coupés avec un ultramicrotome Reichert OMU_2 ou LKB 8800A Ultrotome III. Les coupes colorées préférentiellement par la technique de THIERY (1967) (ou réaction Patag) sont observées au moyen d'un microscope électronique JEOL JEM 7 sous tension de 80 kV.

II. — RÉSULTATS

A) Structure de la paroi de l'asque (Pl. I- A, B; Fig. 2).

Chez le *Dactylospora parasitica*, la paroi latérale de l'asque, vers la base de celui-ci, peut être subdivisée en quatre couches (cf. HAFELLNER et BELLEMERE, 1982 a, b, c). La couche a, externe, est mince et très réactive au test de Thiéry ainsi que l'important gélin qui la recouvre. La mince couche b, sous-jacente, est Patag —. Au-dessous de celle-ci, une couche c, de structure complexe, comporte cinq strates dont trois sont Patag + à des degrés divers (l'externe, l'interne et la médiane) et les deux autres Patag —. La couche profonde de la paroi, faiblement réactive au test de Thiéry (couche d) est d'épaisseur relativement réduite vers la base de l'asque mais prend beaucoup d'importance vers le sommet de celui-ci (Pl. I-A). A ce niveau, on y distingue deux strates. L'ex-

terne mince, est un peu plus réactive au test de Thiéry et de texture un peu plus grossière; elle passe graduellement vers l'extérieur, à la sous-couche profonde de la couche c, Patag +; l'interne a une texture très fine.



Fig. 2. – Structure de la paroi des asques du genre *Dactylospora* près de leur base. La couche d de la paroi est mince.

Fig. 2. – Struktur der Ascuswand der Gattung *Dactylospora*. Schema nach Schnitten nahe dem Ascusfuss; die Schicht d ist daher dünn.

La structure de la paroi des autres espèces étudiées ici est analogue avec des variantes de détail. Ainsi la couche c est plus ou moins épaisse et réactive.

B) L'appareil apical de l'asque (Pl. II - A).

L'épaississement apical s'étend en s'atténuant sur le flanc de l'asque. Il est formé par la couche d de la paroi (Pl. II - A) et n'est pas réactif au test de Thiéry. L'épaisse cape, Patag +, riche en polysaccharides, qui coiffe le sommet de l'asque, résulte du développement du gélin péri-ascal. On y distingue souvent deux parties superposées : la plus interne est plus dense et plus réactive; la plus externe passe latéralement à un réseau fibrilleux lâche formant autour de l'asque une auréole en continuité avec la gelée hyméniale. Les autres couches de la paroi ne semblent pas modifiées à l'apex de l'asque. Leur analyse est cependant délicate car en raison de la forme arrondie de l'apex de l'asque elles sont souvent sectionnées obliquement si la coupe n'est pas parfaitement axiale à ce niveau.

C) La déhiscence de l'asque.

Chez le *Dactylospora stygia*, où elle a été observée, elle comporte plusieurs stades successifs.

1) Le début d'infiltration de l'épiplasme dans l'épaississement apical (Pl. III; Fig. 3-A).

D'étroites infiltrations ascendantes de l'épiplasme sous-jacent dans l'épaississement apical sont l'indice de l'amorce des processus de déhiscence.

2) La progression de l'infiltration de l'épiplasme dans l'épaississement apical (Pl. IV, VI; Fig. 3-B).

Ultérieurement l'infiltration axiale de l'épiplasme dans l'épaississement apical, formé par la couche d de la paroi, s'étend vers le sommet de l'asque. Elle est alors couronnée par un système de fins canalicules disposés tangentiellement, au contact duquel l'épaississement devient plus réactif au test de Thiéry et plus grossièrement granuleux. Les couches a, b et c de la paroi ne paraissent pas modifiées. Dans la cape apicale, formée par le gélin, s'individualisent de nombreuses fibrilles rayonnantes, minces, Patag +.

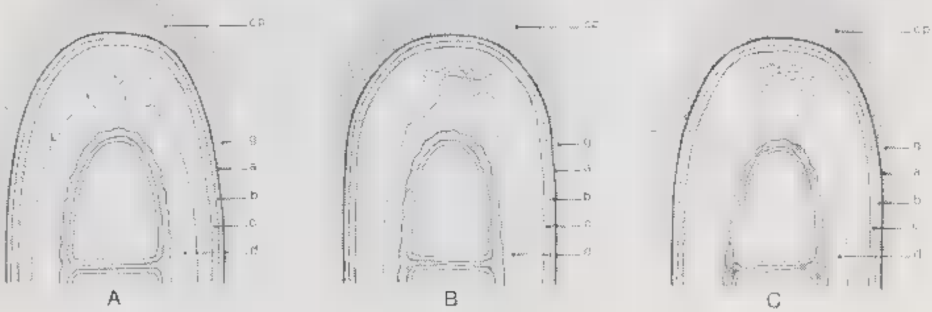


Fig. 3. — Schémas récapitulatifs des modifications de l'apex de l'asque avant sa déhiscence dans le genre *Dactylospora*. A : Début de l'infiltration de l'épiplasme dans l'épaississement. B : Extension de l'infiltration. C : Stade proche de la déhiscence.

Fig. 3. — Rekapitulierende Schemata zu den Veränderungen in der Ascusspitze unmittelbar vor der Sporenabgabe bei der Gattung *Dactylospora*. A : Beginn des Eindringens von Epiplasma in die apikale Verdickung. ■ : Ausdehnung der Infiltration. C : Stadium kurz vor der Sporenabgabe.

3) L'apex de l'asque peu avant la déhiscence (Pl. V; Fig. 3-C).

Tandis que l'infiltration de l'épiplasme dans l'épaississement apical continue à s'étendre vers le sommet de l'asque, les aires déjà envahies se fusionnent latéralement et une large cavité se constitue. Le sommet de la spore supérieure vient alors se présenter à la base de celle-ci.

Au-dessus de la cavité, la partie externe de l'épaississement, formée de fins granules plus ou moins associés en canalicules disposés tangentiellement, présente encore une réactivité accrue au test de Thiéry. A l'apex même de l'asque, les couches b et c ne semblent pas modifiées. La cape de gélin reste bien développée et fortement Patag +; à son sommet les fibrilles rayonnantes sont très nettes.

4) La déhiscence proprement dite (Pl. VI, VII; Fig. 4).

Le mécanisme de déhiscence de l'asque est très spécialisé. Lorsque la cavité

épiplasmique formée par gélification de la partie axiale de l'épaississement apical atteint le sommet de l'asque, les couches c, b et a de la paroi sont rompues, sans doute sous l'effet de la pression osmotique de l'épiplasme. En même temps, la cape s'est allongée vers le haut; sa partie axiale, dont l'aspect s'est modifié, cesse d'être réactive au test de Thiéry et forme une sorte de conduit de cheminée dont la paroi, très fortement Patag +, présente une très nette structure fibrillaire longitudinale. La cheminée s'allonge ensuite jusqu'au niveau de la surface hyméniale. Les ascospores s'introduisent à la base du conduit de la cheminée et glissent dans celui-ci qui se trouve être lubrifié par la modification de son contenu. Ce dispositif permet la libération des ascospores, non pas à l'apex de l'asque, mais au-dessus de l'épithécium, au niveau de la surface externe de l'hyménium.

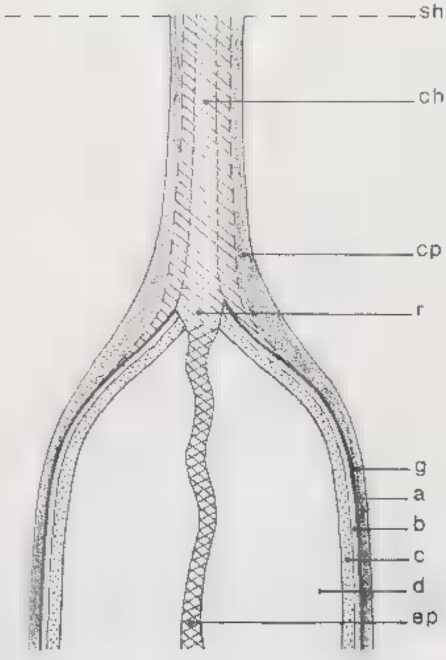


Fig. 4. — Schéma de l'apex d'un asque du genre *Dactylospora* juste après la déhiscence. Les couches a, b, c de la paroi ont été rompues sous la pression de l'épiplasme infiltré à travers la couche d qui forme l'épaississement apical. La cape apicale s'est allongée jusqu'au sommet de l'hyménium; sa partie axiale s'est modifiée; elle forme une cheminée dans laquelle glissent les ascospores.

Fig. 4 — Schema einer Ascusspitze unmittelbar nach der Sporenabgabe in der Gattung *Dactylospora*. Die Wandschichten a, b, c sind unter dem Druck des in die Schicht d infiltrierten Epiplasmas aufgerissen. Die apikale Kappe hat sich bis zur Hymeniumoberfläche verlängert. Axial hat sich die Gallertkappe verändert; sie bildet eine Art Kamin, durch den die Ascosporen glitten.

D) Structure de l'hyménium âgé (Pl. VIII).

Une coupe transversale dans l'hyménium âgé du *Dactylospora stygia* (Pl. VIII) montre que les paraphyses sont rares et que les asques vidés ne sont pas déliquescents. Ceux-ci conservent leur forme; leur paroi s'épaissit par gonflement de la couche d; leur lumière épiplasmique se réduit. La persistance d'une certaine rigidité des asques vidés maintient donc la cohérence de l'hyménium et permet aux asques apparus tardivement, et encore jeunes, de continuer leur développement. Après la déhiscence, les asques conservent donc ici un rôle biologique.

E) Structure de la paroi et des cloisons des ascospores (Pl. IX, I, II et Fig. 5).

La vésicule ascale n'a pas été observée. Le développement des ascospores, qui n'a pas été étudié en détail, ne semble pas présenter de particularités. Les très jeunes ascospores ont une paroi très mince, Patag −, finement onduleuse, d'un type tout à fait classique (*D. saxatilis*, Pl. IX), comprise entre le plasmalemme sporal et la limitante externe de la spore. Ultérieurement, la paroi s'épaissit et se subdivise en deux couches au moins. Le cloisonnement sporal débute avant la pigmentation. Quand celle-ci commence à apparaître, chez le *D. stygia*, (Pl. II-B) la cloison ascosporale se compose de trois parties superposées d'inégale épaisseur. D'après la terminologie utilisée à propos d'ascospores de Discomycètes Operculés (BELLEMERE et MELENDEZ-HOWELL, 1976), ou de Lichens (HAFELLNER et BELLEMERE, 1982 a, b; BELLEMERE et LETROUIT, 1982) et précisée récemment (BELLEMERE et al., 1981), ce sont, de la plus interne à la plus externe : la paroi propre, la paroi intermédiaire et la périspore.

La partie externe de la périspore n'est pas réactive au test de Thiéry. Sa partie profonde, Patag +, qui contient le pigment sombre des ascospores, représente probablement l'ensemble de la périspore moyenne et de la périspore interne. Du côté externe, sa surface irrégulièrement onduleuse, est soulignée par une mince couche superficielle plus réactive au test de Thiéry.

Sous la périspore profonde, la paroi intermédiaire est représentée par une étroite couche, d'aspect clair.

La paroi propre de la spore, plus épaisse que la périspore, est Patag −; sa partie externe est cependant légèrement réactive sur une faible épaisseur.

La partie axiale de chacune des cloisons transversales est constituée par une très mince lamelle dépourvue de polysaccharides, non réactive au test de Thiéry. Sur les coupes, cette lamelle s'achève, à chacune de ses extrémités, par un triangle assez aplati dont la base est parallèle à la surface latérale de la spore. Cette base marque la limite interne de la paroi sporale au moment de l'apparition du septum. Chacun des deux autres côtés de ce triangle clair est recouvert extérieurement par un triangle sombre, Patag +, dont le sommet obtus coïncide avec celui du triangle clair. La base de chaque triangle sombre s'appuie contre la face externe de la portion de la paroi sporale qui s'est développée dans l'espace

périplasmique depuis l'initiation du septum. Cette partie de paroi a un aspect un peu différent de celle qui s'est formée avant le septum; ses strates profondes sont relativement réactives au test de Thiéry. Ces triangles clairs et sombres sont des constituants de l'appareil interloculaire défini en microscopie photonique chez des spores septées par CHADEFAUD (1969) et observé en microscopie photonique chez divers Ascomycètes (cf. BELLEMERE, 1975). De part et d'autre de la lamelle médiane claire du septum une mince couche Patag+ finement granuleuse est présente sur toute la largeur du septum. Cette couche se raccorde latéralement aux structures Patag +, situées aux extrémités de la lamelle septale claire, et qui, sur les coupes, constituent les petits triangles sombres dont il vient d'être question. On observe, en microscopie photonique, que c'est précisément au niveau de ces derniers et de cette mince couche Patag + que s'amorce la pigmentation sporale.

Quand l'ascospore est proche de la maturité, l'ensemble de sa paroi et chacun des septums deviennent fortement réactifs au test de Thiéry, sauf dans leur partie la plus profonde (Pl. I, III) qui correspond à la partie de la paroi la plus récente.

L'ornementation de l'ascospore, de nature périsporale, est plus ou moins apparente selon les espèces (Pl. I, II, III).

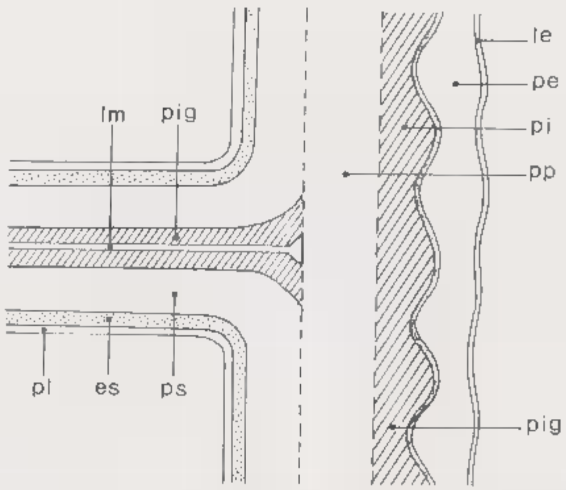


Fig. 5. – Schéma de la paroi d'une ascospore mûre de *Dactylospora stygia* au niveau d'un septum. La périspore profonde Patag +, est pigmentée; les couches pigmentées, également Patag +, qui flanquent la lamelle médiane du septum, Patag –, se prolongent en une structure qui, en section, a l'aspect de deux triangles accolés.

Fig. 5. – Schema der Wand einer reifen Ascospore von *Dactylospora stygia* auf dem Niveau eines Septums. Der innere Teil des Perispors (Patag +) ist pigmentiert; die pigmentierten Schichten (Patag +), die die Mittellamelle des Septums (Patag –) flankieren, setzen sich in der Kontaktzone zur Aussenwand in Strukturen fort, die im Querschnitt anhaftenden Dreiecken ähneln.

III. – DISCUSSION

Les asques du genre *Dactylospora* sont remarquables par leur structure et leur déhiscence. Du point de vue structural, ils possèdent à la fois un épaississement apical à peine réactif au test de Thiéry, s'étendant longuement sur le flanc de l'asque, et une importante cape fortement Patag + uniquement formée par le gélin externe de la paroi ascale. La couche c de leur paroi est nettement stratifiée et la couche b est relativement développée. La déhiscence de ces asques est très spécialisée. Après l'infiltration progressive de l'épiplasme dans l'épaississement apical, la cape s'allonge tandis que sa partie axiale se modifie, facilitant ainsi le cheminement des ascospores et leur accès au sommet de l'hyménium où elles sont libérées. Après déhiscence la persistance d'une certaine rigidité des asques permet de maintenir la consistance de l'hyménium assurant ainsi la protection des jeunes asques.

Par leurs caractères structuraux et biologiques les asques du genre *Dactylospora* posent des problèmes d'ordre systématique. En effet, un tel type d'asque n'a pas encore été signalé à notre connaissance chez les Discomycètes Inoperculés dans lesquels le genre *Dactylospora* doit être naturellement placé en raison de son caractère non lichénisant. Peut-être, dans ce groupe, les asques du genre *Catinella* présentent-ils eux-aussi une infiltration de leur épaississement apical par l'épiplasme avant la déhiscence (cf. BELLEMERE, 1975) mais cela n'est pas assuré et de toutes façons la position systématique de ce genre reste douteuse. Par l'originalité de ses asques le genre *Dactylospora* mérite donc d'être placé dans une famille distincte : *Dactylosporaceae* Hafellner et Bellemère fam. nov.

Ascomycetes saprophytici vel lichenicoli rarius parasitici. Ascocarpia apothecia sunt, nigra vel fusca. Asci typo designato (= typus Dactylospora). Ascosporae septatae. Typus familiae : Dactylospora KOERBER 1855 : 271.

Bien que le genre *Dactylospora* ne soit pas lichénisant, il pourrait être rapproché des Lécanorales typiques car ses asques, comme ceux de ces dernières, ont une cape polysaccharidique bien développée, uniquement formée par le gélin superficiel de la paroi, et un épaississement apical constitué par la seule couche profonde de celle-ci (couche d) (cf. HONEGGER, 1978 a, b; BELLEMERE et LETROUIT-GALINOU, 1981). Mais les asques des *Dactylospora* diffèrent nettement de ceux des Lécanorales. D'une part la couche d de la paroi et l'épaississement apical qu'elle forme ne sont ni amyloïdes, ni Patag +. D'autre part, leur mode de déhiscence, d'un type particulier, avec infiltration de l'épaississement apical par l'épiplasme et formation d'une cheminée axiale dans la cape, n'est pas celui des Lécanorales. On ne peut donc pas considérer les *Dactylospora* comme des Lécanorales typiques non lichénisantes.

D'éventuelles relations du genre *Dactylospora* avec d'autres Lichens à paroi ascale non amyloïde tels que certaines Asterothryriaceae ou Gyalectaceae restent peu probables car en principe les asques de ces genres n'ont pas d'épaississement apical.

Dans la mesure où la couche interne de la paroi ascale des *Dactylospora* est épaisse sur une bonne partie de la longueur de l'asque et peut être plus ou moins stratifiée chez certaines espèces (cf. *D. saxatilis*, Pl. IX), une éventuelle parenté de ces asques avec ceux des Bituniqués pourrait être envisagée. L'ultrastructure de la couche profonde de la paroi interne n'est cependant pas celle qui a été décrite par REYNOLDS (1971) chez un Bituniqué typique, et la déhiscence n'évoque en rien un «Jack in the Box» modifié, plus ou moins avorté, comme celui qui a été signalé chez le *Rhizocarpon atroflavescens* s. sp. *puberulentum* (HONEGGER 1978c, 1980). Les *Dactylospora* ne peuvent donc pas, en principe être rapprochés des Lecanidiaceae (= Patellariaceae) (ERIKSSON, 1981 : 78) aux asques bituniqués. Il convient, toutefois d'être prudent car les asques des Lecanidiaceae n'ont pas été étudiés en microscopie électronique et il n'est pas assuré que les asques à déhiscence de type «Jack in the Box» aient tous la structure pariétale qui a été décrite par REYNOLDS (cf. BELLEMERE, 1971; BELLEMERE et HAFELLNER, 1982). A cet égard, il serait spécialement intéressant d'étudier l'ultrastructure des asques d'un genre tel qu'*Odontotrema*, Discomycète Inoperculé dont les asques, peut-être bituniqués, possèdent une cape apicale amyloïde comme ceux des *Dactylospora* (SHERWOOD, 1977; HOLM et HOLM, 1977).

Il ne semble pas non plus que le genre *Dactylospora* puisse être considéré comme un genre primitif, plus ou moins à la charnière entre des Discomycètes Inoperculés, non lichénisants, et des Lécanorales, lichénisantes. Il présente en effet plusieurs caractères évolués. Ainsi le mode de déhiscence des asques est d'un type élaboré puisqu'il implique une succession coordonnée de plusieurs processus : infiltration de la partie profonde de la paroi à l'apex, rupture des couches externes, allongement de la cape, modification de sa partie axiale, cheminement des ascospores. La structure de la paroi des ascospores des *Dactylospora* est évoluée car elle présente une fine ornementation, plus ou moins nette selon les espèces, qui résulte de la différenciation de la partie profonde de la périspore comme chez la majorité des Discomycètes Operculés (MERKUS, 1973-1976; BELLEMERE et MELENDEZ-HOWELL, 1976). Enfin d'assez nombreuses espèces du genre sont localisées à des milieux très spécialisés (espèces lichénicoles ou développées sur Champignons). Si le genre *Dactylospora* dérive éventuellement d'ancêtres communs aux Inoperculés et aux Lécanorales, il nous paraît donc être un jalon déjà relativement avancé dans un phylum spécialisé issus de ceux-ci.

Ce travail n'aurait pu être réalisé sans l'aide technique compétente de M.-C. Malherbe et H. Chacun pour la préparation des coupes, M. Letalnet et E. Vast pour les photographies, T. Casses pour les figures et M. André pour la frappe du manuscrit; nous les remercions tous vivement.

BIBLIOGRAPHIE

BELLEMERE A., 1971 – Les asques et les apothécies des Discomycètes Bituniqués. *Ann. Sc. Nat., Bot. Biol. Vég.*, 12, 4 : 429-464.

BELLEMERE A., 1975 – Étude ultrastructurale des asques : la paroi, l'appareil apical, la paroi des ascospores chez des Discomycètes Inoperculés et des Hystériales. *Phys. Vég.*, 13, 3 : 273-286.

BELLEMERE A., 1977 – L'appareil apical de l'asque chez quelques Discomycètes : Étude ultrastructurale comparative. *Rev. de Mycol.* 41 : 233-264.

BELLEMERE A. et HAFELLNER J., 1982 – Observations sur l'ultrastructure de l'appareil apical et la déhiscence des asques de l'*Hysterographium fraxini* (Ascomycète, Hystériales). *Cryptog., Mycol.*, 3, 3 (à paraître).

BELLEMERE A. et LETROUIT-GALINOU M.A., 1981 – The lecanoralean Ascus : An ultrastructural preliminary study. In REYNOLDS D.R., Ascomycete systematics, chap. 5 : 54-70. Springer éd. New York.

BELLEMERE A. et LETROUIT-GALINOU M.A., 1982 – Le développement des asques et des ascospores chez le *Caloplaca marina* Wedd. et chez quelques Lichens de la famille des Teloschistaceae *(Caloplaca, Fulgensia, Xanthoria)* : étude ultrastructurale. *Cryptog., Bryol. Lichénol.* 3, 2 (sous presse).

BELLEMERE A. et MELENDEZ-HOWELL L.M., 1976 – Étude ultrastructurale comparée de l'ornementation externe de la paroi des ascospores de deux Pézizales : *Peziza fortini* n. sp. récoltée au Mexique, et *Aleuria aurantia* (Ced. ex Fr.) Fuck. *Rev. de Mycol.* 40 : 3-19.

BELLEMERE A., MELENDEZ-HOWELL L.M., ROSSIGNOL J.L. et NICOLAS A., 1981 – Étude ultrastructurale comparative du développement des ascospores chez la lignée sauvage et chez des mutants à ascospores «ceinturées» ou «albinos» de l'*Ascobolus immersus* Pers. ex Fr. *Cryptog., Mycol.* 2, 4 : 279-360.

CHADEFAUD M., 1969 – Une interprétation de la paroi des ascospores septées, notamment celles des *Aglaospora* et des *Pleospora*. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, 85 : 145-157.

ERIKSSON O., 1981 – The families of bitunicate Ascomycetes. *Opera bot.* 60 : 1-209.

HAFELLNER J., 1979 – *Karschia*. Revision einer Sammelgattung an der Grenze von lichenisieren und nichtlichenisierten Ascomyceten. *Beihefte zur Nova Hedwigia*, 62 : 1-248. Cramer éd. Vaduz.

HAFELLNER J. et BELLEMERE A., 1982 a – Elektronenoptische Untersuchungen an Arten der Gattung *Bombyliospora* und die taxonomischen Konsequenzen. *Nova Hedwigia* (sous presse).

HAFELLNER J. et BELLEMERE A., 1982 b – Elektronenoptische Untersuchungen an Arten der Flechtengattung *Brigantiaea*. *Nova Hedwigia* (sous presse).

HAFELLNER J. et BELLEMERE A., 1982 c – Elektronenoptische Untersuchungen an Arten der Flechtengattung *Letrouitia* gen. nov. (sous-presse).

HOLM K. et HOLM L., 1977 – Nordic junipericolous Ascomycetes. *Acta Univ. Upsal., Symb. Bot. Upsal.* 21, 3 : 1-70.

HONEGGER R., 1978a – Licht und elektronenoptische Untersuchungen an Flechten-Asci von Lecanoratyp. Juris Druck éd. Zürich.

HONEGGER R., 1978 b – The ascus apex in lichenized fungi. I. The *Lecanora*-, *Peltigera*- and *Teloschistes*- types. *Lichenologist*, 10 : 47-67.

HONEGGER R., 1978c — Ascocarpontogenie, Ascusstruktur und-funktion bei Vertretern der Gattung *Rhizocarpon*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 91 : 579-594.

HONEGGER R., 1980 — The ascus apex in lichenized fungi. II. The *Rhizocarpon* type. *Lichenologist* 12 : 157-172.

KOERBER G.W., 1855 — Systema lichenum Germaniae. Breslau.

MERKUS E., 1973-1976 — Ultrastructure of the ascospore wall in Pezizales (Ascomycetes), I, II, III, IV. *Persoonia*, 7 : 351-356; 8 : 1-22, 227-247; 9 : 1-38.

REYNOLDS D.R., 1971 — Wall structure of a bitunicate ascus. *Planta*, 98 : 244-257.

REYNOLDS E.S., 1963 — The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.* 17, 7 : 208-212.

SHERWOOD M.A., 1977 — The Ostropalean fungi. *Mycotaxon*. V, 1 : 1-277.

SPURR A.R., 1969 — A low viscosity embedding medium for electron microscopy. *J. Ultr. Res.*, 26 : 41-43.

THIERY J.P., 1967 — Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microscopie*, 6 : 987-1018.

ABREVIATIONS DES LEGENDES

a	couche a
av	asque vidé
b	couche b
c	couche c
ch	cheminée
cp	cape
d	couche d
ep	épiplasme
es	espace périplasmique
f	fibrilles
g	gélin
i	infiltration de l'épiplasme
le	limitante externe
lm	lamelle médiane du septum
pa	paraphyse
pe	périspore externe
pi	périspore interne
pig	couche pigmentée
pl	plasmalemme
pp	paroi propre
ps	paroi développée après formation du septum
r	rupture des couches b et c
sh	surface externe de l'hyménium
v	vacuole

LEGENDES DES PLANCHES

Pl. I. — *Dactylospora parasitica* (Patag). — A : Coupe axiale d'une ascospore disposée obliquement près du sommet d'un asque (la couche d de la paroi est en effet épaisse) (Patag). — B : Détail de la paroi de l'asque près du sommet de l'asque.

Pl. I. — *Dactylospora parasitica* (Patag). — A : Längsschnitt durch eine schief, nahe der Ascusspitze liegende Ascospore (die Wandschicht d ist verdickt). — B : Detail der Ascuswand nahe der Ascusspitze.

Pl. II. — A : Sommet d'asque mûr avant la déhiscence chez le *Dactylospora epimyces* (Patag). La coupe est un peu oblique et les limites de la couche c sont par suite un peu floues. L'épaississement apical formé par la couche d est bien distinct. — B : Extrémité d'un septum chez une ascospore de *Dactylospora stygia*. La lamelle blanche, médiane, du septum, flanquée de part et d'autre d'une mince couche pigmentée est bien distincte, ainsi que les sections triangulaires Patag + qui marquent l'extrémité du septum. La portion de paroi développée après l'initiation du septum est relativement épaisse; sa partie profonde est Patag +.

Pl. II. — Spitze eines reifen Ascus von *Dactylospora epimyces* vor der Sporenabgabe (Patag). Der Schnitt ist ein wenig schief und die Grenzen der Schicht c sind folglich etwas unscharf. Die apikale Verdickung der Schicht d ist deutlich sichtbar. — B : Der Rand eines Septums in einer Ascospore von *Dactylospora stygia*. Die transparente Mittellamelle des Septums, beidseitig flankiert von einer dünnen, pigmentierten Schicht, ist deutlich sichtbar, ebenso die dreieckigen Anschnitte (Patag +), die den Rand des Septums anzeigen. Der Teil der Wand, der nach der Ausbildung des Septums angelagert wurde, ist relativ dick; sein innerer Anteil ist Patag +.

Pl. III. — *Dactylospora stygia* (Patag). Sommet d'un asque presque mûr montrant l'infiltration de l'épiplasme dans l'épaississement apical formé par la couche d. — La coupe est probablement un peu latérale; vers l'apex, la couche c est donc coupée obliquement et sa stratification n'est pas distincte (la cape formée par la partie profonde du gélin est épaisse et fortement Patag +).

Pl. III. — *Dactylospora stygia* (Patag). Spitze eines beinahe reifen Ascus mit beginnender Infiltration des Epiplasmas in die apikale Verdickung der Schicht d. — Der Schnitt ist wahrscheinlich etwas seitlich geführt, der Spitze zu ist daher die Schicht c schief angeschnitten und ihre Schichtung undeutlich; die Kappe, gebildet durch den inneren Teil der Gallerte, ist dick und stark Patag +.

Pl. IV. — *Dactylospora stygia* (Patag). Apex d'un asque à un stade précédant la déhiscence. — L'infiltration de l'épiplasme s'est étendue dans l'épaississement apical (couche d). Elle est surmontée d'un système de fins canalicules. Les couches c et b sont coupées obliquement en raison de la forme arrondie de l'apex de l'asque. Des fibrilles rayonnantes sont visibles dans la cape formée par le gélin apical, fortement Patag +.

Pl. IV. — *Dactylospora stygia* (Patag). Ascusspitze in einem Stadium vor der Sporenabgabe. — Die Infiltration des Epiplasmas in die apikale Verdickung (Schicht d) ist vorangeschritten. Ein System dünner Kanälchen krönt die lakunöse Infiltration. Die Schichten c und b sind wegen der abgerundeten Form der Ascusspitze schief geschnitten. In der Kappe sind strahlig geordnete Fibrillen sichtbar; sie wird durch apikal abgeschiedene Gallerte gebildet (stark Patag +).

Pl. V. — *Dactylospora stygia* (Patag). Apex d'un asque avant la déhiscence. — L'infiltration de l'épiplasme dans l'épaississement apical de la paroi progresse vers l'apex de l'asque et

s'étend latéralement. Le sommet de l'épaississement est plus réactif. Des fibrilles radiales sont présentes dans la cape.

Pl. V. – *Dactylospora stygia* (Patag). Spitze eines Ascus unmittelbar vor der Sporenabgabe. – Die Infiltration des Epiplasmas in die apikale Wandverdickung schreitet gegen die Spitze zu fort und dehnt sich auch seitlich aus. Apikal ist die Reaktivität der Verdickung gesteigert. In der Kappe sind die radial geordneten Fibrillen erkennbar.

Pl. VI. – *Dactylospora stygia* (Patag). Sommet d'une partie de l'hyménium où des asques sont en déhiscence. – Dans la partie centrale du cliché un asque mûr n'est pas encore ouvert (voir détail Pl. III). Il est encadré par deux asques déhiscents. Remarquer que le sommet des asques mûrs n'atteint pas la surface de l'hyménium, niveau où sont libérées les ascospores à la suite de l'allongement de la cape apicale de l'asque, lors de la déhiscence.

Pl. VI. – *Dactylospora stygia* (Patag). Oberer Teil eines Hymeniums mit Asci bei der Sporenabgabe. – Ungefähr in Bildmitte erkennt man einen reifen, noch nicht geöffneten Ascus (siehe Detail Pl. III). Er steht zwischen zwei Asci, die ihre Sporen abgegeben haben. Man beachte, dass die Spitzen reifer Asci nicht die Oberfläche des Hymeniums erreichen, wo in Folge der Verlängerung der apikalen Kappe bei der Öffnung des Ascus die Ascosporen freigesetzt werden.

Pl. VII. – *Dactylospora stygia* (Patag). A, B : Asques ouverts, coupes longitudinales subaxiales. – Au cours de la déhiscence, la cape apicale de l'asque s'allonge et se creuse d'une cheminée axiale par laquelle les ascospores sont expulsées jusqu'au niveau de la surface hyméniale.

Pl. VII. – *Dactylospora stygia* (Patag). A, B : offene Asci, subaxiale Längsschnitte. – Während der Sporenabgabe verlängert sich die apikale Gallertkappe des Ascus und sie wird durch einen axialen Kamin ausgehöhlt, durch den die Ascosporen bis zur Hymeniumoberfläche gleiten; erst dort werden sie ausgestossen.

Pl. VIII. – *Dactylospora stygia* (Patag). Coupe transversale d'un hyménium âgé. – La plupart des asques vidés de leurs ascospores persistent et assurent une certaine rigidité à l'hyménium permettant aux jeunes asques de continuer leur développement. Les sections de paraphyses sont relativement peu nombreuses. Quelques asques sont coupés au niveau de la base de la cape, fortement Patag +.

Pl. VIII. – *Dactylospora stygia* (Patag). Transversalschnitt durch ein altes Hymenium. – Der Grossteil der entleerten Asci bleibt im Hymenium stehen und sichert somit eine gewisse Steifheit des hymenialen Komplexes, was den jungen Asci erlaubt, ungestört ihre Entwicklung fortzusetzen. Querschnitte von Paraphysen sind relativ wenig zahlreich. Einige Asci sind auf dem Niveau der Basis der Gallertkappe (stark Patag +) geschnitten.

Pl. IX. – *Dactylospora saxatilis*. – A : Asque avec très jeunes spores (Patag). Coupe sans doute un peu latérale (la couche d est alors coupée subtangentiellement). On distingue ici une légère stratification de la couche d. – B : Sommet d'un asque assez jeune (Patag). Le gélin présente une texture nettement fibrilleuse.

Pl. IX. – *Dactylospora saxatilis*. – A : Ascus mit sehr jungen Sporen (Patag). Schnitt zweifellos etwas lateral geführt (die Schicht d ist daher subtangential geschnitten). Man erkennt hier eine leichte Schichtung der Schicht d. – B : Spitze eines ziemlich jungen Ascus (Patag). Die Gallerte zeigt deutlich eine fibrilläre Textur.



Planche I

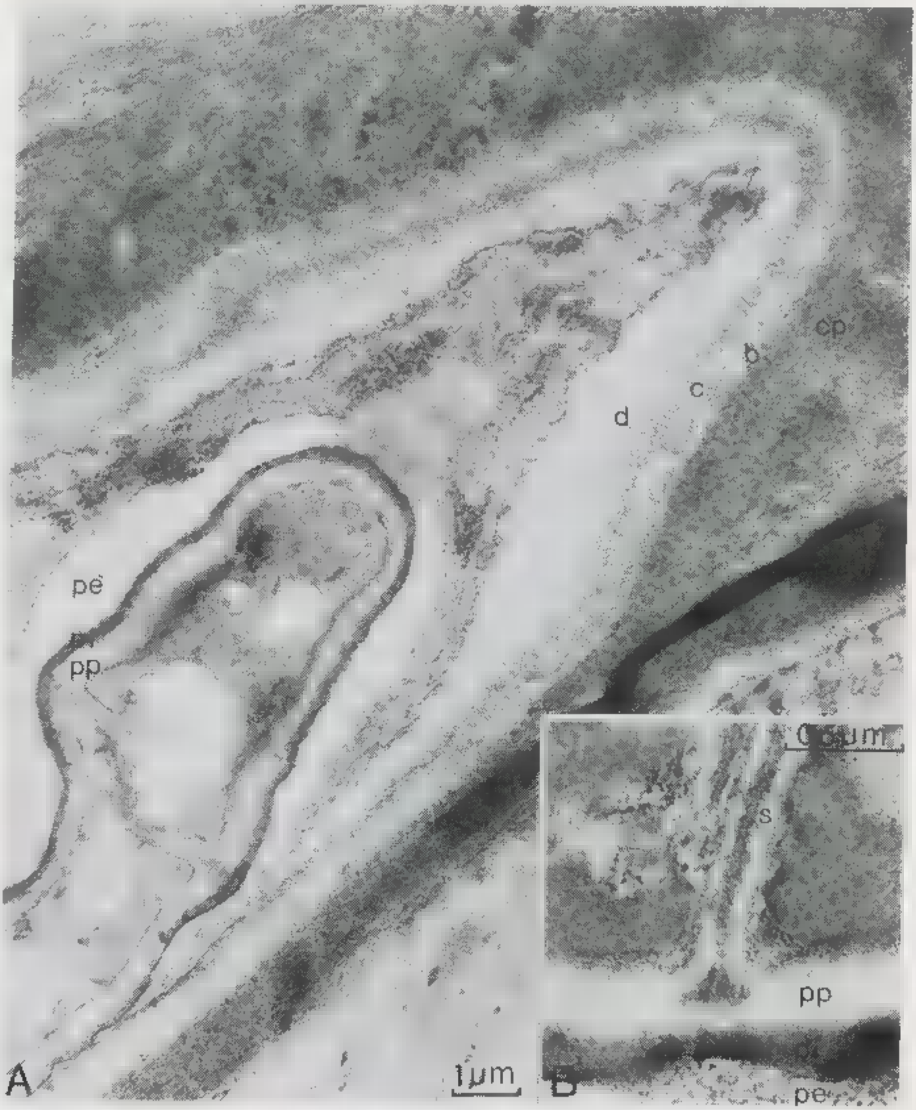


Planche II



Planche III

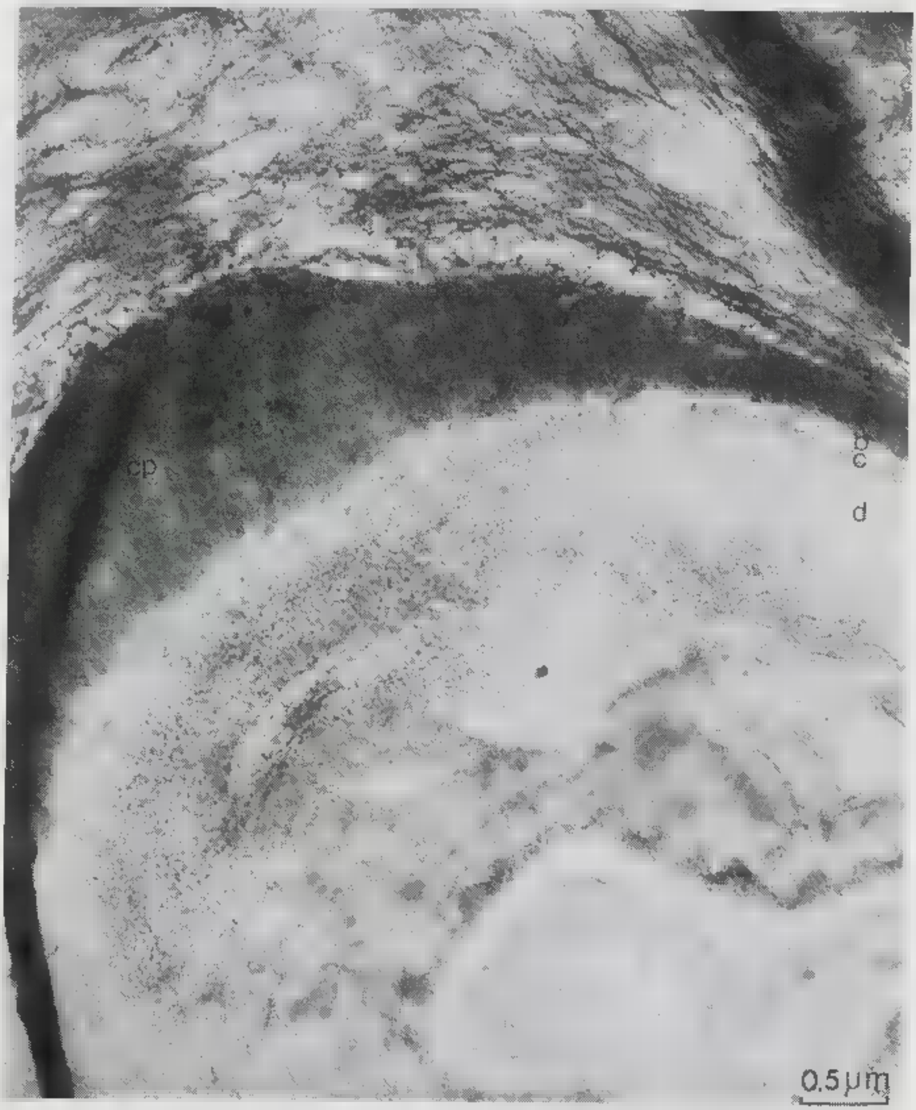


Planche IV



Planche V

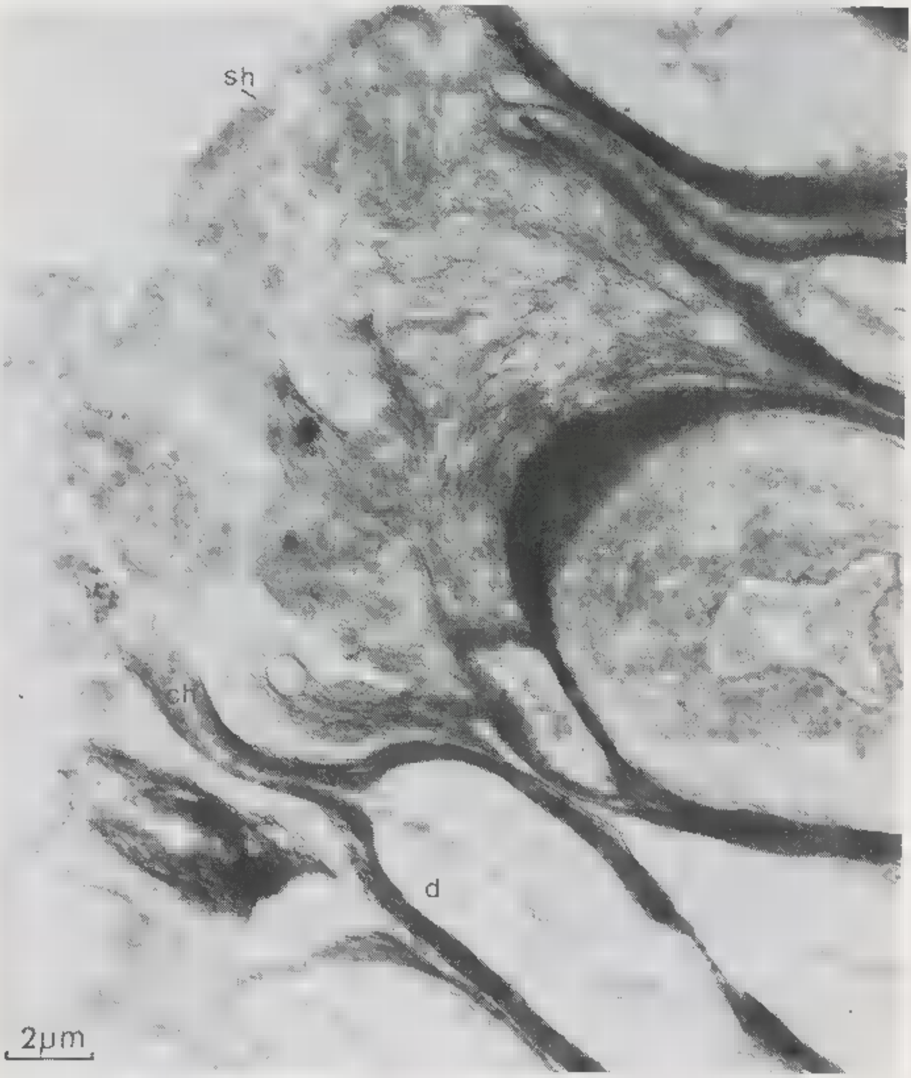


Planche VI

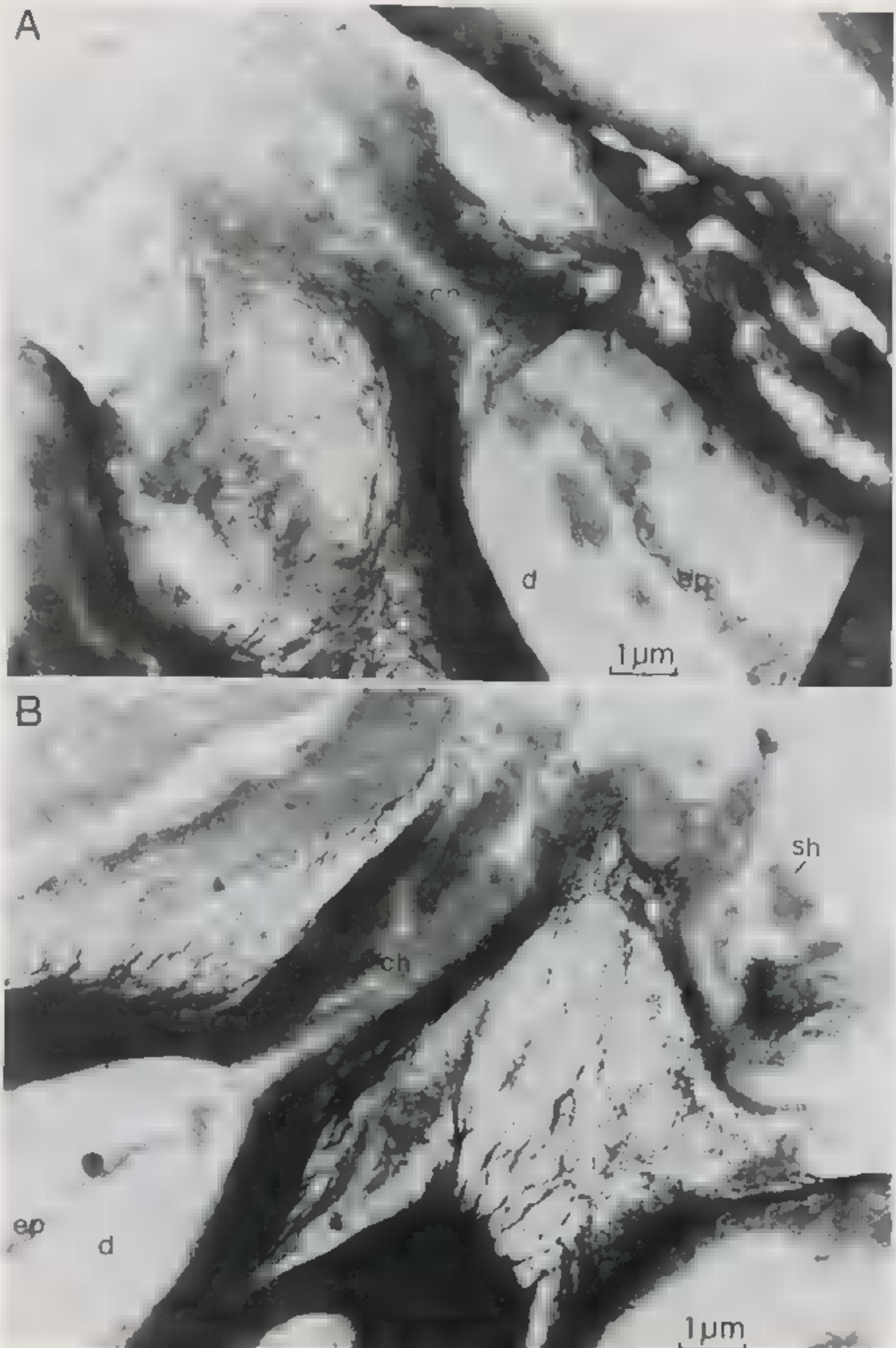


Planche VII

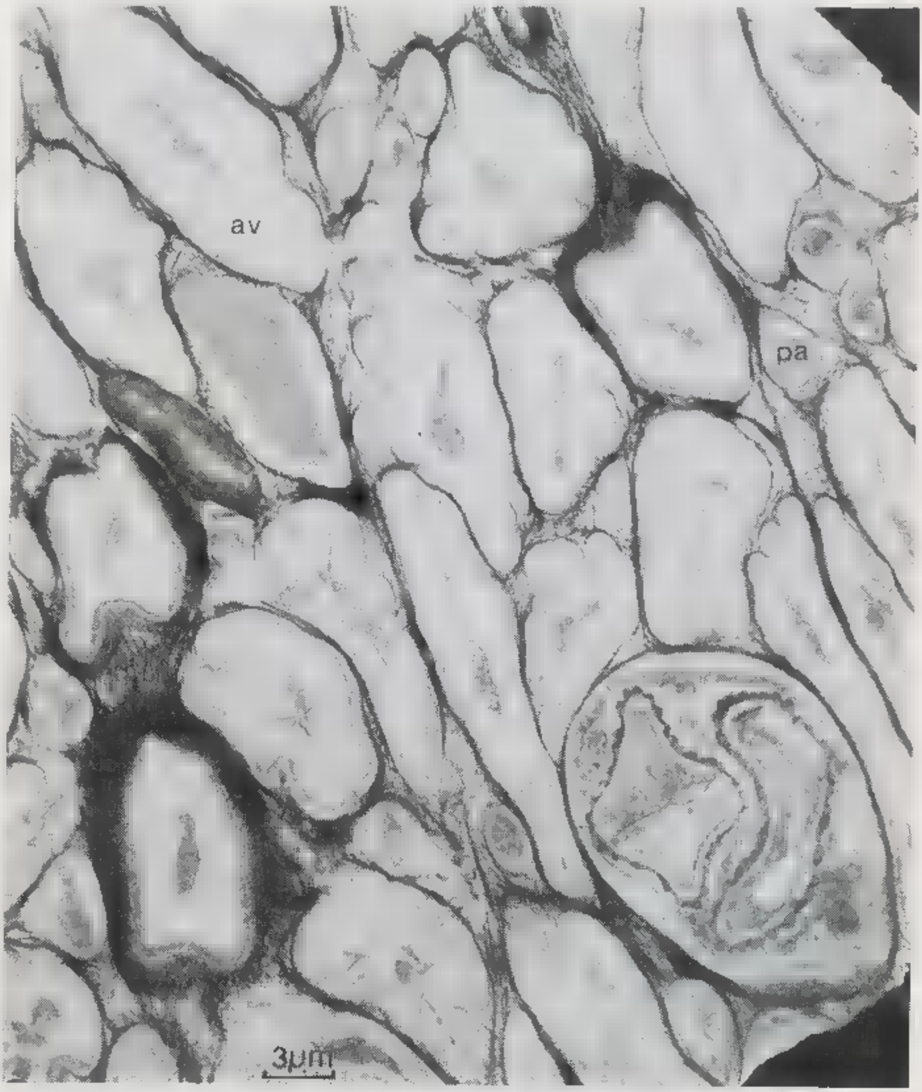


Planche VIII



Planche IX